

喜马拉雅紫茉莉野生居群叶和花表型变异研究

汪书丽^{1,2,3,5,6}, 肖建华^{5,6}, 罗建^{1,2,3}, 吉哈利⁴

1. 西藏农牧学院 高原生态研究所, 西藏 林芝 860000
2. 西藏林芝高山森林生态系统国家野外科学观测研究站, 西藏 林芝 860000
3. 西藏高原森林生态教育部重点实验室, 西藏 林芝 860000
4. 西藏农牧学院 食品科学学院, 西藏 林芝 860000
5. 中国科学院 西双版纳热带植物园 植物系统发育与保护生物学实验室, 综合保护中心, 云南 昆明 650223
6. 中国科学院大学, 北京 100049

摘要: 目的 对喜马拉雅紫茉莉不同居群进行形态学研究, 揭示其表型变异特征, 为其种质收集、利用和保护、品种选育等提供依据, 并探讨其种下分类问题。方法 采用野外调查取样, 对 28 个野生居群叶、花的 18 个性状进行测量和统计分析。结果 18 个性状的变异系数在 12.06%~51.01%, 花梗长变异最大, 雄蕊数目变异最小。各性状在不同居群间、不同省区间差异均极显著; 主成分分析显示, 叶长宽比、叶形、花梗长、叶长、总苞裂片宽、叶柄长、花梗及总苞腺毛黏性 7 个性状是造成居群间表型差异的主要因素; 相关性分析表明, 喜马拉雅紫茉莉多个性状之间存在显著的相关性。经度和海拔对性状的影响较大; 聚类结果显示, 28 个居群可分为 3 个类群, 聚类结果与各居群的地域分布和地理距离并无关联。结论 喜马拉雅紫茉莉在叶和花的形态上具有丰富的表型变异, 种质资源的保存要依据变异规律进行广泛的采样。目前用于喜马拉雅紫茉莉种下等级分类鉴定的性状并不可靠。

关键词: 喜马拉雅紫茉莉; 不同居群; 表型变异; 主成分分析; 相关性分析; 聚类分析

中图分类号: R286.12 文献标志码: A 文章编号: 0253-2670(2024)10-3469-08

DOI: 10.7501/j.issn.0253-2670.2024.10.024

Phenotype variation in leaves and flowers of *Mirabilis himalaica* from wild populations

WANG Shuli^{1,2,3,5,6}, XIAO Jianhua^{5,6}, LUO Jian^{1,2,3}, JI Hali⁴

1. Research Institute of Xizang Plateau Ecology, Xizang Agricultural and Animal Husbandry University, Linzhi 860000, China
2. National Station of Field Scientific Observation & Experiment of Alpine Forest Ecosystem in Linzhi Xizang, Linzhi 860000, China
3. Xizang Key Laboratory of Forest Ecology in Plateau Area, Ministry of Education, Linzhi 860000, China
4. College of Food Science, Xizang Agricultural and Animal Husbandry University, Linzhi 860000, China
5. Centre for Integrative Conservation, Plant Phylogenetics and Conservation Biology Laboratory, Xishuangbanna Tropical Botanical Garden, Chinese Academy of Sciences, Kunming 650223, China
6. University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049, China

Abstract: Objective In order to provide the basis for germplasm resources collecting, utilization and protection, and breeding of *Mirabilis himalaica*, and to discuss the problem of subspecies classification, morphological study on different populations from China was conducted to reveal its phenotype variation traits. **Methods** Using field survey sampling, a total of 18 traits of leaves and flowers in *M. himalaica* from 28 wild populations were measured and analyzed. **Results** The variation coefficients of 18 traits changed between 12.06%—51.01%, with the pedicel length having the highest value and the stamen number having the lowest value. Differences in all the traits among different populations and provinces were highly significant. The principal component analysis indicated that seven traits including leaf length/leaf width, leaf shape, pedicel length, leaf length, involucre lobe width, petiole length, viscosity of glandular hairs on pedicel and involucre were the main factors leading to the

收稿日期: 2023-10-02

基金项目: 国家自然科学基金项目(31460075); 西藏特色农牧资源研发协同创新中心

作者简介: 汪书丽(1983—), 女, 河南许昌人, 副教授, 硕士, 主要从事植物分类和植物资源研究。

Tel: (0894)5822655 E-mail: luocaoweikou07@126.com

phenotype variation among populations. The correlation analysis showed that the correlations between multiple traits were significant in *M. himalaica*. Longitude and altitude influenced more traits obviously. A total of 28 populations were divided into three groups through clustering analysis, which had no relations with their locations distribution and geographic distances of each population. **Conclusion** The phenotype variation of *M. himalaica* is abundant in leaves and flowers, sampling for its germplasm conservation should be as extensive as possible basing on the variation pattern. We infer the traits used for subspecific classification and identification of *M. himalaica* are unreliable.

Key words: *Mirabilis himalaica* (Edgew.) Heimerl; different populations; phenotype variation; principal component analysis; correlation analysis; clustering analysis

“喜马拉雅紫茉莉”（藏文译音巴朱、夏日瓦、阿夏干达等）是传统藏药，具有温肾、生肌、利尿、排石、干“黄水”之功效。主治胃寒、肾寒、下身寒、阳痿、浮肿、膀胱结石、腰痛等病症^[1-2]。其药材为喜马拉雅紫茉莉 *Mirabilis himalaica* (Edgew.) Heimerl 和变种中华紫茉莉 *M. himalaica* var. *chinensis* Heimerl 的干燥根^[3]。喜马拉雅紫茉莉系紫茉莉科 (Nyctaginaceae) 紫茉莉属 *Mirabilis* 植物^[4]，后新拟名为山紫茉莉 *O. himalaicus* Edgew.，变种为中华山紫茉莉 *O. himalaicus* var. *chinensis* (Heim.) D. Q. Lu，属于山紫茉莉属 *Oxybaphus* L.^[5]。由于“喜马拉雅紫茉莉”在藏药中使用已久，目前绝大多数研究仍采用此名称，因此本研究也沿用该名。

形态特征是基因型与环境共同作用的结果，可在一定程度上反映生物遗传变异的程度，所以表型变异是遗传多样性研究的重要内容^[6-7]。作为一种重要的藏药材，目前有关喜马拉雅紫茉莉的研究主要集中在化学成分和药理^[8]、药材鉴定^[9]、转录组和代谢组学^[10]等方面。关于其表型仅见蔡翠萍等^[11]对西藏 6 个产地的栽培种质资源的形态多样性进行的研究，得出喜马拉雅紫茉莉栽培种质存在丰富的表型变异，并发现单个植株雄蕊数目 3~6 枚不等，初步推断雄蕊数目不宜作为其种下分类的可靠性状。本研究对中国分布的喜马拉雅紫茉莉展开广泛的形态学调查和分析，旨在揭示其表型变异规律，为其遗传多样性研究提供数据基础，也为其种质资源的收集、合理利用和保护、品种选育等提供理论依据^[12-13]。另外，通过较全面地对野生居群和个体进行表型性状观测和统计，以期从形态学水平探讨喜马拉雅紫茉莉原变种和变种的分类问题，为其他方面的深入研究奠定基础。

1 材料与仪器

1.1 材料

2014—2015 年 8~10 月在喜马拉雅紫茉莉的盛花期，对西藏自治区、四川省、云南省和甘肃省该种

的分布地点进行广泛调查和数据采集。其中，同时采集到花和叶形态数据的居群共计 28 个：西藏有 16 个居群，属于 4 市、12 县/区；四川有 7 个居群，属于 3 个州、7 个县；云南有 4 个居群，属于 3 个市/州、3 个县；甘肃仅有 1 个居群采集到花形态数据。各居群的样本数和地理位置信息详见表 1。

野外采集各个居群的标本，压制干燥后带回实验室。西藏农牧学院罗建研究员鉴定为喜马拉雅紫茉莉 *M. himalaica* (Edgew.) Heimerl。

1.2 仪器

游标卡尺（数显卡尺 0~200 mm 和 0~150 mm，广陆数测有限公司）。

2 方法

2.1 表型性状选取及测定

依据居群大小，每个居群均匀选取 20~30 个植株（TNC1、TNC2 和 LP 分别采集到 17、15、17 个植株），共计 675 个植株（表 1）。测量每个个体叶和花的形态特征，包含数量性状 15 个、质量性状 3 个：（1）叶性状的测量：每个植株选取成熟叶片 3 个（茎中部两枚、下部 1 枚），野外用游标卡尺测量其叶长、叶宽和叶柄长，精度为 0.01 mm。叶长宽比用叶长/叶宽表示；（2）花性状的测量：每个植株随机选取 3 朵盛花期的花，分别测量其花梗长、总苞筒长、总苞裂片宽、总苞裂片长、花被筒长、单花冠幅（最长直径）、花被裂片长、花被裂片宽、花被裂片缺刻长、花被裂片缺刻宽，精度为 0.01 mm。同时记录每朵花的雄蕊数目；（3）3 个质量性状的赋值参考蔡翠萍等^[11]，见表 2。

2.2 统计分析

共选取 18 个叶和花的性状[叶形 (LS)、叶长宽比 (LL/LW)、叶长 (LL)、叶宽 (LW)、叶柄长 (PL)、花被色 (PC)、花梗及总苞腺毛黏性 (VPI)、花梗长 (PEL)、总苞筒长 (ITL)、总苞裂片宽 (ILW)、总苞裂片长 (ILL)、花被筒长 (PTL)、单花冠幅 (CWF)、花被裂片长 (PLL)、花被裂片宽 (PLW)、花被裂片缺刻长 (PLIL)、花被裂片缺刻宽 (PLIW)、雄蕊数

表 1 喜马拉雅紫茉莉居群的地理位置

Table 1 Population locations of *M. himalaica*

省区	采集地点	代码	样本数	经度/(°)	纬度/(°)	海拔/m	
西藏	林芝市朗县金东乡东雄村	DX	30	93.386 5	28.951 4	3 230	
	林芝市朗县金东乡河对岸	PG	30	93.388 5	28.915 9	3 341	
	林芝市朗县拉多乡拉多村	LD	21	93.052 7	28.938 3	3 448	
	林芝市工布江达县阿沛新村	AP	25	93.309 0	29.898 6	3 391	
	拉萨市曲水县聂唐乡德吉村	DJ	24	90.950 3	29.538 0	3 640	
	拉萨市尼木县尼木乡曲林村	NM	27	90.168 3	29.397 3	3 758	
	昌都市芒康县如美镇多美村	DMC	25	98.414 0	29.711 2	3 432	
	昌都市芒康县曲登乡登巴村	DBC	25	98.266 1	29.542 6	3 678	
	昌都市八宿县邦达镇同尼村	TNC1	17	97.301 2	30.118 8	3 631	
	昌都市八宿县邦达镇业拉山	TNC2	15	97.265 8	30.078 6	2 894	
	昌都市卡若区约日村	YRC	24	97.197 9	31.202 9	3 255	
	昌都市左贡县扎玉镇成德村	ZYZ	25	98.067 8	29.270 5	3 519	
	山南市桑日县达古峡谷	SDG	25	92.365 4	29.226 1	3 578	
	山南市泽当镇	ZDZ	25	91.775 4	29.237 2	3 600	
	山南市隆子县列麦乡	LMS	25	92.578 8	28.426 3	3 852	
	山南市扎囊县敏珠林寺	MZL	24	91.394 7	29.222 3	3 645	
	四川	阿坝州茂县凤仪镇甘青村	GQC	28	103.848 0	31.695 0	1 577
		阿坝州马尔康县城附近	MRK	25	102.198 8	31.910 3	2 601
		阿坝州金川县杨家湾至末末扎村	JCX	25	102.045 4	31.414 7	2 143
凉山州木里县城附近		ML	23	101.274 2	27.939 2	2 283	
甘孜州巴塘县竹巴龙检查站		BT	25	99.018 5	29.800 1	2 490	
甘孜州稻城县香格里拉镇		RWX	25	100.351 0	28.563 5	2 950	
甘孜州乡城县尼斯乡马色村		XIAC	25	99.816 6	28.971 4	2 875	
云南	丽江市宁蒗县永宁乡泸沽湖	LGH	25	100.748 8	27.733 9	2 750	
	迪庆州德钦县布学丁村	BXD	25	98.820 4	28.517 1	2 580	
	迪庆州德钦县奔子栏镇	BZL	25	99.303 0	28.242 3	2 045	
	怒江州兰坪县啦井-营盘镇	LP	17	99.187 4	26.485 6	1 648	
甘肃	甘南州迭部县洛大乡	DLD	20	103.982 7	33.985 1	1 704	
合计		28	675				

表 2 质量性状的赋值

Table 2 Values for qualitative traits

性状	赋值
叶形	卵形至阔卵形，叶尖多钝尖（少见急尖或渐尖）。叶片较宽大，叶缘有皱褶。叶表绿色=1；心形，叶尖急尖，叶表绿色=2；阔卵形至卵形，叶尖多渐尖或急尖（少见钝尖）。叶片较小，叶表灰绿色=3
花被色	浅粉=1；粉紫=2；紫红=3
花梗及总苞腺毛黏性	黏性强、易黏附=1；黏性弱、不易黏附=2

目(SN)]进行统计分析。每个植株上的3个叶或花的各性状取平均值代表该植株各性状特征，基于该数据矩阵进行如下分析：用EXCEL2010统计总体(675个体)、不同居群、不同省区的平均值和标准差。变异系数(CV)用标准差/平均值表示；用单因素方差分析(One way ANOVA)测定不同居群间各性状的差异程度；用Pearson简单相关系数分析各性状之间的相关性；对每个居群的18个性状各取平均值代表居群的

性状特征，形成28×18数据矩阵，基于该矩阵进行如下分析：用主成分分析(principal component analysis, PCA)确定反映居群间表型差异的主要形态指标；基于18个性状，采用离差平方和法(Ward)，对28个居群进行聚类；用Pearson简单相关系数分析居群各性状和海拔、经度、纬度的相关性。以上单因素方差分析、PCA、相关性分析和聚类分析均用SPSS19.0完成。

3 结果与分析

3.1 不同种源喜马拉雅紫茉莉的表型特征和变异

由表3可见, 15个数量性状在28个居群的平均值大小存在一定差异, 但并未表现出明显的规律性, 各性状最大或最小的平均值并未明显集中在个别居群中: 28个居群中, DX居群的ITL (3.01 ± 0.79) mm、PTL (6.05 ± 1.04) mm和PLIL (1.41 ± 0.37) mm最大, DJ居群的PL (36.45 ± 10.06) mm、ILW (2.18 ± 0.31) mm、ILL (2.86 ± 0.40) mm最大, MRK居群的PLW (5.71 ± 0.99) mm、PLIW (3.32 ± 0.62) mm、SN (4.75 ± 0.38) mm最大; ZDZ居群的PTL (3.99 ± 0.30) mm、CWF (7.89 ± 0.75) mm、PLL (2.07 ± 0.24) mm、PLW (3.40 ± 0.32) mm、PLIL (0.87 ± 0.12) mm最小; 多数居群的质量性状LS、PC和VPI的平均值为整数, 性状表现较为单一。

为衡量不同居群内表型性状的变异水平, 对各个居群所有性状的变异系数取平均值(表3), 不同居群的平均变异系数有较大差异, 在9.96%~25.74%。平均变异系数最大的为DX居群, 为25.74%, 其次为PG (22.37%)、LMS (19.87%)、BZL (17.63%)、AP (17.61%)、GQC (16.56%)、XIAC (16.48%)等, 说明这些居群的表型多样性较丰富; 平均变异系数最小的为NM居群, 为9.96%, 其次为LGH (10.35%)、TNC2 (10.69%)、SDG (11.59%)、TNC1 (12.02%)、ZDZ (12.21%)、DLD (12.25%)等, 这些居群表型性状的变异水平相对较低。

总体上看(表3), 各性状的CV在12.06%~51.01%, PEL (51.01%)变异最大, 其次为PL (45.32%)、LS (41.71%)、PC (40.58%)、LW (36.01%)、VPI (34.92%), 变异系数超过了30.00%, 说明这些性状变异较大, 相对不稳定。变异系数最小的为SN (12.06%), 其次为LL/LW (13.87%)、PTL (13.94%)和ILL (14.29%), 变异系数低于15.00%, 说明这些性状相对稳定; 叶的5个指标的平均变异系数为32.82%, 花的13个指标的平均变异系数为23.49%, 明显小于叶的平均变异系数, 说明花部性状相对叶性状较稳定。

单因素方差结果(表3)显示, 18个性状的F值在5.724~75.486, 均表现为极显著, 说明18个性状在居群间均存在显著差异, 其差异程度依次为VPI>LS>PC>LW>PL>CWF>LL>PLIW>LL/LW>PLW>PTL>PEL>PLL>PLIL>ILW>SN>ITL>ILL。

由表4可知, 18个性状在喜马拉雅紫茉莉不同省区间的差异也都达到极显著水平, 说明4省的表型性状存在明显差异; 从变异系数看, 西藏产地的变异最大, 平均变异系数为29.47%, 有13个指标的变异系数相对其他3个产地最大。其次是四川产地的变异较大, 为22.52%, 5个指标的变异系数最大。云南和甘肃的变异较小, 平均变异系数分别为17.87%、12.25%。

3.2 PCA

PCA分析结果显示(表5): 前5个主成分的累计贡献率达82.699%, 说明这5个主成分可以代替原始因子的大部分信息。其中, 第1主成分的贡献率为34.766%, 对其作用较大的性状主要为LL/LW (0.724)、LS (0.716)、PEL (0.696); 第2主成分的贡献率为23.523%, 对其作用较大的性状主要为LL (0.744)、ILW (0.721)、PL (0.697); 第3主成分的贡献率为11.595%, 作用较大的性状为VPI (0.609)。第4、5主成分的贡献率较小, 分别为8.525%、4.290%, 作用较大的性状分别为ILL (0.658)、SN (-0.455); 综合各性状在主成分中的负荷量和各主成分的贡献率得出: 7个性状包括LL/LW、LS、PEL、LL、ILW、PL、VPI是造成喜马拉雅紫茉莉居群间表型差异的主要因素。

3.3 相关性分析

18个性状两两相关性分析的153个组合(表6)中, 114个组合呈极显著的相关性, 9个组合呈显著的相关性, 说明性状之间存在明显的相互影响。其中, LL/LW、PEL、PLIL、PLIW4个性状与其他16个性状均存在显著或极显著的相关性, 被较多性状影响。而与LW、PL、VPI、ITL这4个性状显著相关的性状有11个, 被其他性状影响相对较少。

海拔、经度和纬度与18个性状的相关性分析的54个组合(表6)中, 21个组合存在显著或极显著的相关性。其中, 受海拔和经度影响的性状较多, 海拔和经度均显著或极显著影响8个性状包括LS、LL/LW、LL、LW、PC、PEL、ILW、SN。此外经度还显著地影响PL、PTL和PLIW3个性状。而纬度仅对LL/LW和PTL产生显著影响; 18个性状中, LL/LW与3个地理因子均存在极显著的相关性。7个性状包括VPI、ITL、ILL、CWF、PLL、PLW、PLIL不受3个地理因子的影响。

表3 喜马拉雅紫茉莉不同居群的表型变异

Table 3 Phenotypic variation among different populations of *M. himalaica*

居群	LS	LL/LW	LL/mm	LW/mm	PL/mm	PC	VPI	PEL/mm	ITL/mm	ILW/mm	ILL/mm	PTL/mm	CWF/mm	PLL/mm	PLW/mm	PLIL/mm	PLIW/mm	SN	ACV
DX	2.53±0.861	3.35±0.1467	9.0±11.4451	5.4±12.63	26.16±6.81	2.43±0.861	2.27±0.456	7.7±6.633	0.01±0.791	6.3±0.302	4.2±0.256	0.05±1.041	0.74±1.813	1.0±0.544	5.6±0.981	4.1±0.371	9.0±0.324	2.1±0.502	5.74
PG	1.73±0.981	1.18±0.1679	8.6±15.3169	7.0±18.59	32.56±8.66	1.73±0.981	1.60±0.503	4.8±0.842	3.9±0.541	8.1±0.282	4.6±0.314	9.5±0.631	0.73±1.302	8.7±0.314	7.5±0.901	2.3±0.222	0.3±0.244	1.0±0.532	2.37
LD	3.00±0.001	4.6±0.12	55.26±7.67	38.20±5.23	17.38±3.61	2.00±0.001	1.00±0.004	9.4±1.092	4.4±0.321	6.4±0.282	3.2±0.314	6.5±0.461	0.12±1.312	5.8±0.374	4.0±0.521	0.0±0.202	7.0±0.403	7.3±0.571	2.29
AP	1.00±0.001	3.2±0.2165	19±14.7951	8.3±16.94	23.02±7.79	1.00±0.001	1.80±0.412	6.7±0.682	7.2±0.681	8.9±0.352	8.2±0.324	9.1±0.57	8.74±0.95	2.13±0.363	8.1±0.641	0.8±0.262	3.3±0.444	1.5±0.401	7.61
DJ	1.00±0.001	2.9±0.1273	11±16.9461	9.6±14.023	6.45±10.061	0.04±0.201	9.6±0.203	4.3±0.692	4.4±0.472	1.8±0.312	8.6±0.404	4.8±0.40	9.79±1.07	2.45±0.464	1.5±0.341	1.8±0.182	0.7±0.264	5.3±0.341	4.55
NM	1.00±0.001	1.0±0.1088	9.8±11.6182	4.8±13.18	35.07±7.68	1.00±0.001	1.00±0.002	5.9±0.402	2.2±0.371	9.5±0.252	5.1±0.194	9.7±0.24	9.87±0.77	2.66±0.284	1.6±0.331	2.2±0.161	9.8±0.223	9.3±0.45	9.96
DMC	2.12±1.011	3.1±0.12	54.89±9.35	42.30±6.36	14.48±3.84	2.68±0.481	1.00±0.004	7.6±0.702	3.9±0.271	7.4±0.292	6.6±0.294	9.4±0.451	1.36±1.632	8.8±0.464	6.1±0.541	0.1±0.252	6.9±0.424	2.7±0.401	5.99
DBC	2.92±0.401	3.7±0.1260	2.2±10.11	44.30±7.17	14.44±4.76	2.80±0.411	1.00±0.004	5.9±0.552	3.0±0.311	7.7±0.242	7.7±0.335	0.1±0.471	2.0±0.962	8.7±0.424	6.1±0.641	0.4±0.162	7.4±0.334	4.4±0.471	3.22
TNC1	2.76±0.661	3.0±0.13	46.24±3.84	36.38±3.92	12.40±3.42	3.00±0.001	1.00±0.003	3.4±0.422	1.9±0.321	7.7±0.312	4.3±0.204	5.6±0.491	1.08±0.802	6.4±0.353	9.8±0.410	9.6±0.192	3.1±0.223	8.0±0.461	2.02
TNC2	3.00±0.001	4.2±0.10	57.98±5.59	41.23±3.77	14.81±2.58	1.00±0.001	1.00±0.004	7.1±0.712	2.7±0.301	3.9±0.142	4.1±0.244	9.5±0.451	2.18±1.662	9.8±0.504	6.6±0.630	9.9±0.252	7.2±0.324	4.0±0.481	0.69
YRC	2.00±0.001	3.8±0.10	45.61±6.32	33.18±5.05	15.05±3.59	2.46±0.511	1.00±0.005	1.6±1.522	4.3±0.321	5.4±0.152	6.1±0.234	8.2±0.501	0.73±1.692	6.3±0.414	0.0±0.520	9.8±0.222	5.0±0.354	0.8±0.491	3.63
ZYZ	3.00±0.001	3.9±0.08	59.64±7.69	43.14±5.82	15.91±4.59	2.60±0.651	1.00±0.003	8.8±0.602	3.3±0.311	7.2±0.192	6.2±0.175	1.9±0.481	1.81±1.283	2.5±1.414	6.7±0.471	0.9±0.252	7.1±0.353	7.9±0.381	3.98
SDG	1.00±0.001	3.1±0.13	62.55±9.24	48.23±7.24	21.85±5.66	1.00±0.002	1.00±0.003	6.0±0.982	2.9±0.261	6.7±0.232	6.2±0.294	5.0±0.421	0.03±0.832	5.2±0.304	0.5±0.300	9.5±0.202	7.1±0.304	2.7±0.451	1.59
ZDZ	1.00±0.001	2.5±0.12	54.49±9.14	43.80±6.35	15.74±3.76	1.00±0.001	1.52±0.512	6.9±0.322	3.8±0.271	6.7±0.172	3.5±0.203	9.9±0.30	7.89±0.75	2.07±0.243	4.0±0.320	8.7±0.122	3.0±0.373	9.3±0.461	2.21
LMS	2.20±1.001	3.5±0.1442	4.3±10.04	31.59±6.89	11.07±4.03	1.80±0.761	1.08±0.284	1.1±0.872	2.1±0.261	5.5±0.202	5.4±0.274	5.2±0.45	9.08±1.31	2.34±0.394	0.8±0.400	9.6±0.182	7.2±0.264	2.7±0.691	8.7
MZL	1.00±0.001	3.3±0.1451	1.7±10.06	38.84±6.53	14.40±3.73	1.00±0.001	1.00±0.003	1.1±0.502	3.2±0.311	5.8±0.262	4.0±0.374	5.9±0.52	8.00±1.05	2.09±0.223	8.1±0.450	9.2±0.152	4.1±0.374	1.8±0.412	3.6
GQC	2.79±0.631	6.1±0.15	40.21±9.68	25.18±5.83	13.04±3.69	2.96±0.191	8.9±0.314	3.5±0.822	3.4±0.371	5.6±0.472	5.2±0.295	3.3±0.52	9.07±1.21	2.53±0.394	0.8±0.581	1.8±0.212	4.5±0.314	2.9±0.361	6.56
MRK	3.00±0.001	5.6±0.1656	4.5±10.08	36.85±7.15	18.46±4.67	2.00±0.001	1.08±0.287	7.2±2.882	9.0±0.321	8.2±0.302	8.1±0.305	7.7±0.441	2.81±2.043	0.3±0.515	7.1±0.991	3.9±0.283	3.2±0.624	7.5±0.381	5.49
JCX	3.00±0.001	5.7±0.21	41.73±6.21	27.29±4.96	15.01±3.28	3.00±0.001	1.00±0.007	9.8±2.952	6.2±0.441	6.2±0.202	5.8±0.275	0.6±0.691	0.52±1.282	5.9±0.544	4.1±0.701	2.1±0.212	5.6±0.384	6.3±0.341	3.72
ML	2.17±0.391	4.0±0.1364	0.8±10.03	46.46±8.51	21.09±6.51	2.00±0.001	9.6±0.218	2.6±1.702	3.0±0.301	5.1±0.292	7.4±1.014	7.8±0.511	0.03±0.772	4.8±0.354	0.2±0.370	9.6±0.222	6.1±0.314	0.1±0.461	5.8
BT	2.08±0.281	4.4±0.15	50.43±7.03	35.41±4.80	13.66±3.73	2.36±0.761	1.00±0.005	3.6±1.192	6.7±0.301	7.6±0.212	7.8±0.185	7.5±0.451	14.14±1.164	0.4±0.695	4.7±0.471	3.0±0.283	2.1±0.364	6.0±0.321	3.56
RWX	1.16±0.551	4.1±0.14	53.69±8.78	38.57±7.01	18.46±4.55	2.52±0.711	1.00±0.005	2.0±1.032	7.2±0.211	8.9±0.362	7.1±0.284	8.9±0.421	0.50±0.862	8.9±0.424	3.6±0.471	1.2±0.192	6.2±0.254	5.5±0.421	5.2
XIAC	2.00±0.001	4.1±0.1755	4.8±13.454	0.11±10.23	16.36±6.44	2.12±0.671	1.00±0.004	7.2±1.322	3.4±0.341	4.6±0.222	4.8±0.344	4.5±0.411	1.27±1.142	8.7±0.324	4.2±0.611	0.2±0.232	7.2±0.304	0.5±0.601	6.48
LGH	3.00±0.001	5.6±0.11	62.56±8.20	40.42±5.98	17.08±3.29	2.00±0.001	1.00±0.006	4.1±1.212	7.3±0.641	7.6±0.192	8.2±0.234	9.9±0.43	9.46±0.78	2.50±0.334	1.2±0.341	0.7±0.152	5.8±0.224	0.4±0.401	0.35
BXD	2.00±0.001	3.5±0.1650	9.0±10.86	38.06±8.59	12.27±3.79	2.68±0.481	1.00±0.005	4.0±1.172	3.4±0.301	6.9±0.262	7.7±0.435	2.8±0.631	2.52±1.663	1.6±0.444	9.6±0.661	2.0±0.203	1.2±0.394	3.7±0.421	4.51
BZL	2.48±0.511	2.9±0.1242	1.3±10.61	32.64±7.13	16.44±5.32	2.44±0.711	1.00±0.007	5.9±2.732	5.2±0.291	5.6±0.252	4.8±0.284	8.8±0.561	0.69±1.362	8.4±0.534	2.3±0.641	0.2±0.212	7.4±0.384	3.1±0.511	7.63
LP	2.00±0.001	2.6±0.14	48.48±7.57	38.74±5.13	20.91±5.17	2.29±0.471	1.00±0.005	6.5±2.112	1.6±0.171	4.2±0.152	3.9±0.304	4.1±0.72	9.33±1.48	2.59±0.323	4.4±0.561	1.2±0.222	5.2±0.284	2.6±0.421	4.17
DLD	3.00±0.001	5.8±0.17	48.95±7.20	31.15±3.38	19.00±4.00	3.00±0.002	1.00±0.006	6.0±2.002	4.5±0.311	3.9±0.212	4.4±0.235	3.8±0.58	8.46±1.07	2.46±0.393	6.3±0.561	2.9±0.162	1.4±0.394	5.5±0.331	2.25
总体	2.11±0.8	1.37±0.1956	9.6±15.484	3.02±15.49	18.93±8.58	2.07±0.841	2.6±0.444	9.4±2.522	4.6±0.451	6.9±0.312	5.9±0.374	9.5±0.691	0.46±1.912	7.2±0.634	3.3±0.771	1.1±0.262	5.4±0.494	2.3±0.51	
F	66.154**	19.777**	32.967**	49.785**	39.245**	52.756**	75.486**	17.492**	7.425**	10.362**	5.724**	18.259**	33.044**	16.665**	19.275**	10.709**	25.906**	8.189**	

ACV 表示居群各性状变异系数平均值；**表示差异极显著，P<0.01，下同。

“ACV” represents the average variation coefficient of each population. **represents significance P<0.01, same as below.

表4 不同省区喜马拉雅紫茉莉的表型变异特征

Table 4 Phenotypic variation of *M. himalaica* from different provinces

产地	LS	LL/LW	LL/mm	LW/mm	PL/mm	PC	VPI	PEL/mm	ITL/mm	ILW/mm
西藏	1.90±0.97	1.31±0.16	61.28±16.41	48.45±17.06	20.68±10.03	1.78±0.88	1.28±0.45	4.00±2.27	2.41±0.47	1.73±0.31
四川	2.32±0.72	1.49±0.18	51.39±12.24	35.39±9.80	16.47±5.44	2.44±0.61	1.28±0.45	6.17±2.41	2.55±0.39	1.66±0.34
云南	2.40±0.49	1.38±0.18	51.24±12.17	37.36±7.49	16.30±5.23	2.36±0.55	1.00±0.00	6.32±2.06	2.46±0.45	1.63±0.25
甘肃	3.00±0.00	1.58±0.17	48.95±7.20	31.15±3.38	19.00±4.00	3.00±0.00	2.00±0.00	6.00±2.00	2.45±0.31	1.39±0.21
F	22.785**	57.623**	26.246**	45.587**	13.759**	45.740**	34.247**	52.132**	4.426**	10.122**

产地	ILL/mm	PTL/mm	CWF/mm	PLL/mm	PLW/mm	PLIL/mm	PLIW/mm	SN	ACV/%
西藏	2.55±0.32	4.84±0.69	10.21±1.76	2.63±0.61	4.24±0.68	1.07±0.26	2.40±0.44	4.13±0.52	29.47
四川	2.66±0.46	5.15±0.67	11.17±2.05	2.92±0.68	4.64±0.88	1.17±0.27	2.78±0.49	4.41±0.49	22.52
云南	2.63±0.36	4.93±0.64	10.60±1.85	2.79±0.49	4.25±0.76	1.10±0.20	2.76±0.40	4.24±0.45	17.87
甘肃	2.44±0.23	5.38±0.58	8.46±1.07	2.46±0.39	3.63±0.56	1.29±0.16	2.14±0.39	4.55±0.33	12.25
F	4.841**	11.337**	19.218**	10.421**	18.225**	10.140**	41.431**	15.770**	

表5 前5个主成分的负荷量、特征值、贡献率和累积贡献率

Table 5 Factor loadings, eigenvalue, contribution rate and cumulative contribution rate of the first 5 principal components

性状	主成分				
	1	2	3	4	5
LS	0.716	-0.237	0.103	-0.405	0.189
LL/LW	0.724	-0.291	0.416	0.122	0.153
LL	-0.527	0.744	-0.048	-0.192	0.056
LW	-0.651	0.691	-0.132	-0.210	-0.016
PL	-0.572	0.697	0.251	-0.174	-0.099
PC	0.689	-0.216	0.124	-0.278	0.202
VPI	-0.392	0.107	0.609	0.238	-0.245
PEL	0.696	-0.030	0.351	-0.059	-0.034
ITL	0.431	0.470	0.449	0.105	0.302
ILW	-0.264	0.721	-0.113	0.314	0.409
ILL	0.278	0.514	-0.006	0.658	0.248
PTL	0.684	0.508	0.276	-0.245	-0.009
CWF	0.678	0.422	-0.532	-0.072	-0.104
PLL	0.669	0.457	-0.400	-0.226	-0.169
PLW	0.674	0.571	-0.343	0.000	-0.057
PLIL	0.428	0.673	0.406	-0.256	-0.137
PLIW	0.694	-0.108	-0.449	0.430	-0.101
SN	0.502	0.280	0.305	0.445	-0.455
特征值	6.258	4.234	2.087	1.535	0.772
贡献率/%	34.766	23.523	11.595	8.525	4.290
累积贡献率/%	34.766	58.290	69.885	78.410	82.699

表6 性状之间和性状与地理因子的相关性

Table 6 Correlation coefficients among traits and coefficients between traits and geographical factors

指标	相关系数																		
	LS	LL/LW	LL	LW	PL	PC	VPI	PEL	ITL	ILW	ILL	PTL	CWF	PLL	PLW	PLIL	PLIW	SN	
LS	1.000																		
LL/LW	0.427**	1.000																	
LL	-0.340**	-0.240**	1.000																
LW	-0.455**	-0.578**	0.914**	1.000															
PL	-0.374**	-0.399**	0.798**	0.837**	1.000														
PC	0.617**	0.366**	-0.380**	-0.459**	-0.375**	1.000													
VPI	-0.292**	-0.069	0.181**	0.200**	0.318**	-0.297**	1.000												
PEL	0.346**	0.231**	-0.141**	-0.225**	-0.106**	0.313**	-0.110**	1.000											
ITL	0.072	0.105**	0.060	0.000	0.057	0.065	-0.045	0.361**	1.000										
ILW	-0.227**	-0.129**	0.314**	0.321**	0.295**	-0.149**	0.063	-0.063	0.366**	1.000									
ILL	-0.057	0.097*	0.120**	0.061	0.056	0.001	0.085*	0.132**	0.247**	0.398**	1.000								
PTL	0.269**	0.195**	0.062	-0.024	0.028	0.270**	-0.059	0.363**	0.397**	0.161**	0.279**	1.000							
CWF	0.267**	0.119**	0.033	-0.038	-0.081*	0.293**	-0.327**	0.188**	0.194**	0.165**	0.255**	0.413**	1.000						
PLL	0.205**	0.093*	0.030	-0.020	-0.036	0.257**	-0.247**	0.159**	0.217**	0.146**	0.157**	0.408**	0.711**	1.000					
PLW	0.244**	0.163**	0.075	-0.008	-0.014	0.183**	-0.250**	0.174**	0.242**	0.214**	0.255**	0.468**	0.790**	0.630**	1.000				
PLIL	0.117**	0.127**	0.127**	0.078*	0.158**	0.149**	0.000	0.089*	0.281**	0.276**	0.160**	0.416**	0.328**	0.410**	0.410**	1.000			
PLIW	0.201**	0.287**	-0.224**	-0.326**	-0.362**	0.172**	-0.246**	0.205**	0.146**	0.075	0.277**	0.260**	0.599**	0.425**	0.596**	0.210**	1.000		
SN	0.057	0.162**	-0.081*	-0.130**	-0.047	0.124**	0.011	0.162**	0.090*	0.082*	0.149**	0.181**	0.199**	0.152**	0.223**	0.205**	0.215**	1.000	
海拔	-0.404*	-0.553**	0.455*	0.502**	0.206	-0.488**	-0.138	-0.660**	-0.154	0.488**	0.012	-0.333	-0.039	-0.167	0.002	-0.363	-0.221	-0.414*	
经度	0.634**	0.748**	-0.521**	-0.635**	-0.470*	0.738**	-0.066	0.678**	0.190	-0.386*	0.228	0.405*	0.300	0.309	0.224	0.266	0.436*	0.394*	
纬度	0.295	0.491**	-0.216	-0.266	-0.118	0.258	0.272	0.048	0.186	-0.066	0.012	0.391*	0.032	-0.010	0.126	0.348	-0.051	0.371	

*P<0.05 **P<0.01

3.4 居群水平的聚类分析

为分析居群间的相似性，基于 18 个性状对 28 个居群进行聚类，结果见图 1。以平方欧氏距离 10 为截距，28 个居群可分为 2 大组：组 1 包括绝大部分的居群共 25 个，组 2 仅包括 PG、DJ 和 NM 共 3 个居群。对两组各性状取平均值进行比较，2 组的表型差异主要在叶的形态特征上，组 1 表现为 LL/LW 较大 (1.25~1.61)，叶片较短 (40.21~67.90

mm)、较窄 (25.18~51.83 mm)，叶柄较短 (11.07~26.16 mm)，而组 2 表现为 LL/LW 较小 (1.10~1.19)，叶片较长 (73.11~88.98 mm)、较宽 (61.96~82.48) mm，叶柄较长 (32.56~36.45 mm)；以平方欧氏距离 8 为截距，组 1 又可分为 2 个亚组 1A 和 1B。1A 包括 15 个居群，表现为叶片相对较长。1B 包括 10 个居群，表现为叶片较短；最终，将 28 个居群归至 3 个类群：组 2、亚组 1A 和 1B，差异主要体

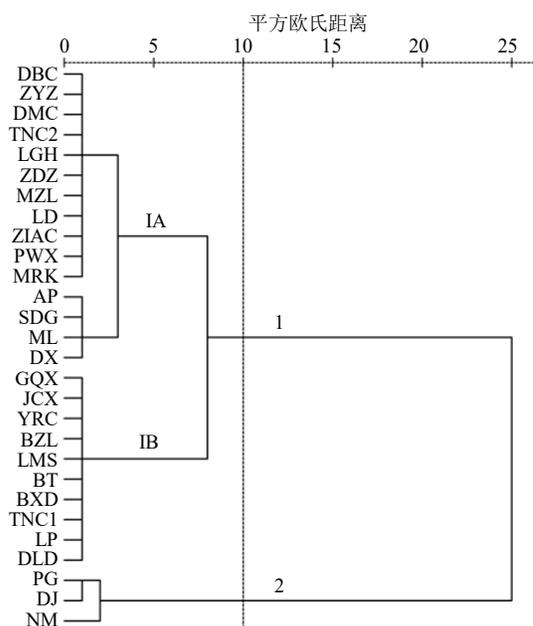


图1 喜马拉雅紫茉莉花、叶形态的聚类图

Fig. 1 Clustering dendrogram of morphological traits in flowers and leaves of *M. himalaica*

现在叶片的长度上,组2最长(73.11~88.98 mm),其次为1A(51.17~67.90 mm),1B最短(40.21~50.90 mm)。

3个类群在地域分布上并未表现出规律性:组2的3个居群分布在西藏东南部,1A包含的15个居群主要分布在西藏东部和东南部、四川西南部和北部、云南西北部,1B包括的10个居群主要分布在西藏东部和东南部、四川西南部和北部、云南西北部、甘肃南部。3个类群的分布区并不存在明显的界限;聚类结果和地理距离也无直接关联:居群TNC1和TNC2分布在八宿县业拉山的不同海拔区,却聚类在不同的类群。居群PG和DX处于同一河谷的不同位置,分别聚类到组2和组1中。

4 讨论

4.1 喜马拉雅紫茉莉野生种质资源的表型变异特征

本研究对我国喜马拉雅紫茉莉主要分布区的野生居群进行了形态学调查和分析,发现它在叶和花形态上存在丰富的变异。18个性状在总体水平上表现出了不同程度的变异,以PEL、PL、LS、PC、LW、VPI变异最大,这与野外观察的个体形态差异表现基本一致,LS、PC和VPI表现更为直观。单因素方差分析显示18个性状居群间差异均达到极显著水平,说明喜马拉雅紫茉莉不同居群间表型变异明显。物种表型变异有2种来源:表型可塑性

和遗传分化^[15],环境的异质性和内在的遗传因素均可能是造成喜马拉雅紫茉莉表型变异的主要因素。种质资源的遗传多样性是育种工作的基础^[16],而利用形态学特征估测变异是最现实的方法,形态变异越大,可能存在的遗传变异越大^[17]。根据喜马拉雅紫茉莉丰富的表型变异情况,可以推断其种质资源的遗传改良前景是很广阔的。PCA显示造成居群间表型变异的主要因素为LL/LW、LS、PEL、LL、ILW、PL、VPI,这7个性状对喜马拉雅紫茉莉种质资源的筛选和保存具有重要意义。

课题组曾对西藏4个县6个产地的喜马拉雅紫茉莉栽培种质进行初步的形态学研究^[11],6个产地中,桑日县增期乡由于道路扩建问题,连续2年调查均未再发现喜马拉雅紫茉莉踪迹,而扎囊县扎其乡距离敏珠乡较近、形态也不存在明显差异,除了这2个产地外其他栽培种质的种源地均在本研究调查范围内;选取的18个性状包含了前者的14个指标并参考了其质量性状的赋值。在栽培资源中发现3种极易区分的叶形:卵形,近圆形、叶尖锐尖,近圆形、叶尖钝。实际野生资源调查中发现,“卵形”(对应本研究的1类叶形)最常见,其次是“近圆形、叶尖锐尖”(对应3类叶形),而“近圆形、叶尖钝”却与“近圆形、叶尖锐尖”混生在一起,存在过渡态不易区分。野生资源的叶形之间存在较多过渡形态而非种源有限的栽培种质那么界限分明,因此,本研究将叶形的描述和叶表的颜色融合在一起进行赋值。另外,在西藏的YRC居群、四川的XIAC居群、云南的BXD和LP居群发现轮廓呈明显心形的叶形,赋值为2;从总体变异系数上看,栽培种质和野生种质变异较大的性状一致,野生种质变异系数超过30%的性状比栽培种质多出LW、VPI。总之,相对野生种质,栽培种质的种源和形态变异少,可能主要因为目前喜马拉雅紫茉莉栽培种质资源的目的主要在于获取药材而非保存种质,而其野生资源形态变异很丰富,种质资源的保存必然要依据其野生资源变异规律进行广泛的采样。本研究结果中,不同省区的喜马拉雅紫茉莉间形态差异显著,以西藏产地的变异最大,其次是四川省。居群水平上以西藏的DX、PG、LMS、AP居群,四川的GQC、XIAC居群和云南的BZL居群等变异最大,这些居群可作为喜马拉雅紫茉莉种质保存的主要目标。

4.2 环境因子和表型性状相关性

3个地理因子中,经度和海拔对较多的性状产生显著或极显著的影响,而纬度仅对LL/LW和PTL产

生显著的影响。喜马拉雅紫茉莉分布的经度范围在 90.168 3°~103.982 7°，海拔跨度在 1 577~3 852 m，而纬度上分布跨度相对较小，位于北纬 26.485 6°~33.985 1°，可能也是纬度对其性状影响较小的原因之一。海拔在一定程度上反映的是温度的变化，而经度在我国境内反映的主要是水分的变化^[15]，说明喜马拉雅紫茉莉的表型性状受水分和温度的影响较大。植物的形态特征是长期适应进化的结果，通过个体水平的表型可塑性实现对异质环境的适应^[18]，喜马拉雅紫茉莉居群间显著的表型变异说明其对环境尤其是温度和水分变化有较强的适应性。

4.3 喜马拉雅紫茉莉表型性状的分类学意义

喜马拉雅紫茉莉原变种和变种的区别在于原变种雄蕊 4、茎密生黏腺毛，变种雄蕊 5、茎疏披腺毛至无毛^[5]。原变种产自喜马拉雅西部地区（印度西北部、不丹），西藏昌都和八宿也有分布，变种产自中国^[4-5]。本研究的调查范围覆盖了原变种在我国的文献记载分布地和变种的绝大部分分布区。结果发现：几乎所有个体茎上的腺毛直观上都较密集，茎腺毛的疏密程度在野外很难判断，因此性状“茎腺毛的疏密程度”没有用于进一步分析；而雄蕊的数目变异同蔡翠萍等^[11]结论一致：单个植株雄蕊数目存在变异。本研究观测的 675 个个体中，同一植株的花的雄蕊数目不同的现象非常普遍，2~6 枚不等（栽培 3~6 枚）。另外，28 个观测居群全都存在雄蕊数目变异，绝大部分居群的花具 3~5 枚雄蕊，在 MRK、DJ、DBC 居群中偶见有 6 枚雄蕊的花，在西藏的 LD 和 ZDZ 居群还发现了少量具 2 枚雄蕊的花。综上，目前用于区分喜马拉雅紫茉莉种下分类等级的 2 个关键性状均不宜用于鉴定，因此本研究在调查过程中并未进一步做种下等级的分类，而统一作为一个物种等级处理。另外，居群聚类结果中，昌都的 YRC 居群和八宿的 TNC1、TNC2 居群并未形成单系分支，而同其他居群混在一起，说明 2 个原变种产地的居群和其他居群形态上区别并不大，这与野外实际观测的发现一致。

依据目前的数据分析结果，喜马拉雅紫茉莉种下等级的分类鉴定性状并不可靠，其形态特征发生了丰富的变异，与文献描述有一定出入。要弄清其形态学变异现状和分类问题，可能还需要对其所有分布区进行更广泛地采样，进一步从形态学和分子水平深入研究。

利益冲突 所有作者均声明不存在利益冲突

参考文献

- [1] 国家中医药管理局《中华本草》编委会.《中华本草：藏药卷》[M]. 上海：上海科学技术出版社，2002：26.
- [2] 兰小中，权红，李连强，等. 喜马拉雅紫茉莉种子质量及萌发特性研究 [J]. 种子，2014，33(9): 6-10.
- [3] 青海省藏医药研究所. 中国藏药（第 1 卷）[M]. 上海：上海科学技术出版社，1996.
- [4] 吴征镒. 西藏植物志（第 1 卷）[M]. 北京：科学出版社，1983.
- [5] 中国植物志编辑委员会. 中国植物志（第 26 卷）[M]. 北京：科学出版社，1996.
- [6] 苏畅，蔺应雪，王乾，等. 薄荷及其近缘物种叶的形态特征及 DNA 条形码鉴定研究 [J]. 中草药，2019，50(15): 3667-3672.
- [7] 罗建勋. 云杉天然群体遗传多样性研究 [D]. 北京：中国林业科学研究院，2004.
- [8] 吉哈利，赛曼，周思雨，等. 喜马拉雅紫茉莉中一个新二氢黄酮 [J]. 药学学报，2018，53(1): 97-99.
- [9] 李阳，彭莲，米文娟，等. 不同产地、不同生产方式喜马拉雅紫茉莉的性状和显微差异性研究 [J]. 世界科学技术—中医药现代化，2018，20(1): 146-150.
- [10] Gu L, Zhang Z Y, Quan H, et al. Integrated analysis of transcriptomic and metabolomic data reveals critical metabolic pathways involved in rotenoid biosynthesis in the medicinal plant *Mirabilis himalaica* [J]. *Mol Genet Genomics*, 2018, 293(3): 635-647.
- [11] 蔡翠萍，汪书丽，权红，等. 藏药材喜马拉雅紫茉莉种质资源的形态多样性 [J]. 西南师范大学学报：自然科学版，2013，38(12): 61-66.
- [12] 杨雁，邵爱娟，金航，等. 云贵高原滇龙胆不同居群形态特征变异研究 [J]. 中草药，2012，43(8): 1604-1610.
- [13] 赵琼玲，李丽，沙毓沧，等. 云南不同种源余甘子植物形态变异研究 [J]. 热带作物学报，2012，33(1): 178-181.
- [14] 吉哈利. 藏药喜马拉雅紫茉莉化学成分及指纹图谱研究 [D]. 林芝：西藏大学农牧学院，2018.
- [15] 陈天翌，刘增辉，娄安如. 刺萼龙葵种群在中国不同分布地区的表型变异 [J]. 植物生态学报，2013，37(4): 344-353.
- [16] 李峰，李双梅，黄新芳，等. 慈姑种质资源表型性状多样性分析 [J]. 植物遗传资源学报，2012，13(3): 473-477.
- [17] 邵清松，郭巧生，李育川，等. 药用菊花种质资源形态变异的数量分析 [J]. 中国中药杂志，2011，36(10): 1261-1265.
- [18] Sultan S E. Phenotypic plasticity and plant adaptation [J]. *Acta Botanica Neerlandica*, 1995, 44: 363-383.

[责任编辑 时圣明]